

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Petr Zehnálek

Diverzita, fylogeneze a ekologie zástupců čeledi *Geastraceae*

Diversity, phylogeny and ecology of members of the family *Geastraceae*

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Ondřej Koukol, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16. 5. 2015

Podpis:

Poděkování:

Můj největší dík patří školiteli Mgr. Ondřeji Koukolovi, Ph.D. za všechny cenné připomínky a rady, za jeho vstřícnost, přátelský přístup a shovívavost. Dále bych chtěl poděkovat mé rodině za neúnavnou a nezištnou podporu.

Abstrakt:

Čeleď *Geastraceae* je kosmopolitně rozšířenou skupinou hub se saprotrofním způsobem výživy. Její zástupci nesou základní rysy již neexistující třídy Gasteromycetes. Plodnice s angioskarpní morfologií se vyznačují dobře vyvinutými obaly plodnic s velmi odlišnými funkcemi. Častý a pro čeleď typický je i hvězdovitý tvar plodnice.

Tato bakalářská práce se zabývá čeledí *Geastraceae* a klade si za cíl podat základní přehled o současné úrovni poznání této skupiny hub. Jedná se o skupinu se zaznamenanou ze všech kontinentů kromě Antarktidy. Zástupci čeledi *Geastraceae* jsou nalézáni na různých lesních i nelesních stanovištích a jedná se o saprotrofní druhy. Zástupci této čeledi jsou charakterističtí svou morfologií, k níž se váže řada speciálních termínů, a proto bude podrobně rozebrána. Cílem je také zrekapitulovat historický vývoj postavení čeledi *Geastraceae* v rámci systému stopkovýtrusných hub.

Nedávné molekulárně fylogenetické studie přinesli překvapující poznatky o vnitřní taxonomii čeledi *Geastraceae* a příslušnost několika rodů do čeledi *Geastraceae* byla zpochybněna.

Klíčová slova: fylogeneze, *Geastrum*, peridie, gleba, saprofytismus

Abstract:

The family *Geastraceae* is a group of *Fungi* with global distribution and with saprophytic manner of nutrition. Its members have basic characters of class Gasteromycetes, which no longer exists. The fruitbodies have angiocarpous morphology and peridia are well developed and very distinct in their functions. Star-shaped mature fruitbody is the most typical character of these interesting mushrooms.

This bachelor's thesis deals with family *Geastraceae*. Its object is to give a basic overview about the actual state of knowledge of this group of *Fungi*. It is a group that is known from all continents besides from Antarctica. The members of family *Geastraceae* are saprophytes and they are found in different forest and non-forest habitats. The members of this family are characterized by their morphology with special terms and it will be described in details. Other aim is a recapitulation of historical development of family *Geastraceae* in the system of Basidiomycota.

Several recent molecular phylogenetic studies brought some new surprising knowledge about taxonomy of the family *Geastraceae* and the membership of some genera was questioned.

Key words: phylogeny, *Geastrum*, peridium, gleba mass, saprophytism

Obsah:

1. Úvod	1
2. Literární rešerše	2
2.1. Historie	2
2.2. Přehled rodů	2
2.3. <i>Sphaerobolus</i> Tode	3
2.4. <i>Geastrum</i> Pers.	5
2.5. <i>Myriostoma</i> Desv.	10
2.6. <i>Schenella</i> T. Macbr.....	13
2.7. <i>Geasteroides</i> Long	15
2.8. <i>Radiigera</i> Zeller	17
2.9. <i>Phialastrum</i> Sunhede	19
3. Závěr a výhledy diplomové práce	21
4. Použitá literatura.....	21

1. Úvod

Čeleď *Gastraceae* Corda patří mezi dobře známé a populární skupiny „vyšších hub“, tj. zástupců stopkovýtrusných a vřeckovýtrusných hub s velkými plodnicemi. Dobře prostudován je zejména největší rod *Gastrum* Pers.

Charakteristická a pro čeleď typická je morfologie plodnic, které jsou angiokarpní, tedy že fertilní část je po celý vývoj plodnice kryta jejími obaly. Vnější obal (exoperidie) ve zralosti odhaluje vnitřní obal (endoperidii), která uzavírá fertilní část plodnice, tj. glebu (teřich), v níž vznikají bazidiospory. U většiny zástupců exoperidie rozpraskává v jednotlivé cípy a konečný tvar tak připomíná hvězdu. Odtud také pochází jméno nejdiverzifikovanějšího rodu *Gastrum*, jako spojení země – hvězda, které pochází z řečtiny a od něj je odvozen i název pro čeleď *Gastraceae*, potažmo řád *Gastrales* K. Hosaka & Castellano. Naproti tomu u druhů se semiepigeickými (polopodzemními) nebo hypogeickými (podzemními) plodnicemi může kvůli specifickému prostředí docházet k rozdílům v morfologii. Například jednotlivé obaly nebývají funkčně odlišeny a rozpraskávání exoperidie je nedeterminované. Další morfologickou odchylkou u několika zástupců čeledi je stav, kdy endoperidie zůstává přichycena k exoperidii a gleba v ní není uzavřena, nýbrž je exponována vně.

V minulosti tyto morfologické znaky logicky vedly k zařazení této skupiny do břichatkovitých hub (*Gasteromycetes* Fr.), které sdružovaly v podstatě všechny druhy s angiokarpní morfologií plodnic. Tato dlouho přijímaná skupina byla ale pomocí molekulárních metod shledána jako polyfyletická (Hibbet et al. 1997). Předpokládá se, že nezávislý vznik angiokarpní morfologie souvisí se opakovanou ztrátou aktivního odstřelu bazidiospor (Hibbet et al. 1997).

Čeleď *Gastraceae* má kosmopolitní rozšíření, její zástupci nebyli nalezeni pouze v Antarktidě. Způsobem výživy je saprotrofie v půdě, na opadu, mrtvém dřevě, bylinných zbytcích a vzácně i trusu.

Nástup nových metod, zejména molekulární fylogenetiky, a intenzivnější výzkum tropických oblastí však přináší řadu překvapení, nejasností, nových otázek a tedy nové možnosti studia.

Cílem práce je podat základní přehled o čeledi *Gastraceae*. Přehled o rodech dnes do ní řazených, o jejich fylogenezi, diverzitě, morfologii a ekologii. Nastíněn bude také historický vývoj klasifikace a taxonomické pozice této čeledi a jednotlivých rodů.

2. Literární rešerše

2.1. Historie

Čeledi *Geastraceae* ne jako celku, ale některým jejím zástupcům (zejména rod *Geastrum*), je věnována pozornost již od první poloviny 18. stol., kdy Micheli (1729) popsal rod *Geaster* Micheli (dnes *Geastrum*). Označení čeledi *Geastraceae* poprvé použil Corda (1842), tehdy jako „*Geastrideae*“ v rámci kmenu „*Battarae*“. Zřejmě i kvůli jejich atraktivitě a relativně snadnému hledání díky makroskopickým plodnicím se těmto houbám věnovalo a dodnes věnuje mnoho autorů z řad mykologů i amatérů. V literatuře se tak vyskytuje mnoho názorů na klasifikaci a taxonomickou pozici čeledi *Geastraceae*. Není proto divu, že vývoj od 18. století po současnost byl velmi komplikovaný. Dále nastíním několik historických pohledů na celou věc.

Například Cunningham (1944) ve svém pohledu na taxonomii třídy *Gasteromycetes* neuvažoval čeled' *Geastraceae* ani řád *Geastrales*. Z dnes do čeledi řazených rodů zmínil *Geastrum* a *Myriostoma* Desv., které na základě morfologie umístil do řádu *Lycoperdales* a čeledi *Lycoperdaceae*. Rod *Sphaerobolus* Tode kladl do řádu *Nidulariales* vedle morfologicky i ekologicky podobných rodů *Cyathus* Haller a *Crucibulum* Tul. & C. Tul. (dnes čel. *Agaricaceae*, řád *Agaricales*).

Jiný pohled, blíže dnešku, nabídl Sunhede (1989), autor monografie čeledi *Geastraceae*, kterou kladl do řádu *Lycoperdales* a třídy *Gasteromycetes*, tedy do břichatkovitých hub ve starším, širokém pojetí, které již bylo vyvráceno na základě molekulární fylogeneticky (Hibbet et al. 1997). Sunhede (1989) do čeledi *Geastraceae* řadil osm rodů.

Aktuální taxonomické zařazení čeledi *Geastraceae* v rámci *Basidiomycota* plyne již z výsledků molekulární fylogenetiky a je následující: oddělení *Agaricomycotina*, třída *Agaricomycetes*, podtřída *Phallomycetidae*, řád *Geastrales*, čeled' *Geastraceae* (Hosaka et al. 2006).

2.2. Přehled rodů

Různé zdroje uvádějí různé počty rodů v čeledi *Geastraceae*. V této práci se opřu poslední vydání kompendia *Dictionary of the Fungi* (Kirk et al. 2008), podle které je do čeledi *Geastraceae* řazeno sedm rodů. Aktuální rozsáhlé molekulárně fylogenetické studie ovšem zpochybňují příslušnost některých rodů k této čeledi. Příkladem mohou být rody *Schenella* Macbr. a *Sphaerobolus* Tode (Hosaka et al. 2006). Dalším příkladem problematického rodu může být *Radiigera* Zeller, který byl shledán jako polyfyletický, i když jeho náležitost do čeledi *Geastraceae* se potvrdila (Jeppson et al. 2013). Následující výčet rodů čeledi *Geastraceae* tedy není zcela jistě definitivní a bude zajímavé sledovat jeho vývoj v následujících letech.

2.3. *Sphaerobolus* Tode

Fung. mecklenb. sel. (Lüneburg) 1: 43 (1790)

= *Carpobolus* P. Micheli ex Paulet, *Abh. K. Akad. Wiss. Berlin: 181 (1808)*

= *Siropeltis* Arx & R. Garnier, in von Arx, *Publicações Inst. Micol. Recife 289: 7 (1960)*

Jméno rodu *Sphaerobolus* je řeckého původu a česky bychom jej mohli nejlépe přeložit asi jako „vrhač koulí“ (v angl. *sphere thrower*, Geml et al. 2005). Upomíná na morfologicko – ekologické znaky a adaptace, které činí rod *Sphaerobolus* výjimečným v rámci čeledi *Geastraceae*. Podobné konotace vzbuzuje i často používané označení „dělostřelecká houba“ (v angl. *artillery fungus*).

Tento rod poprvé popsal Micheli (1729) pod jménem *Carpobolus*, toto jméno ovšem není v souladu s nomenklatorickými pravidly. Současné označení *Sphaerobolus* vzniklo o šedesát let později (Tode 1790). Dnes jsou do rodu řazeny tři druhy – asi nejznámější a nejrozšířenější *S. stellatus* Tode, *S. iowensis* Walker a nedávno popsány *S. ingoldii* Geml, Davis & Geiser. Tyto tři druhy byly potvrzeny jako nezávislé linie i na základě molekulárně fylogenetické studie Geml et al. (2005)

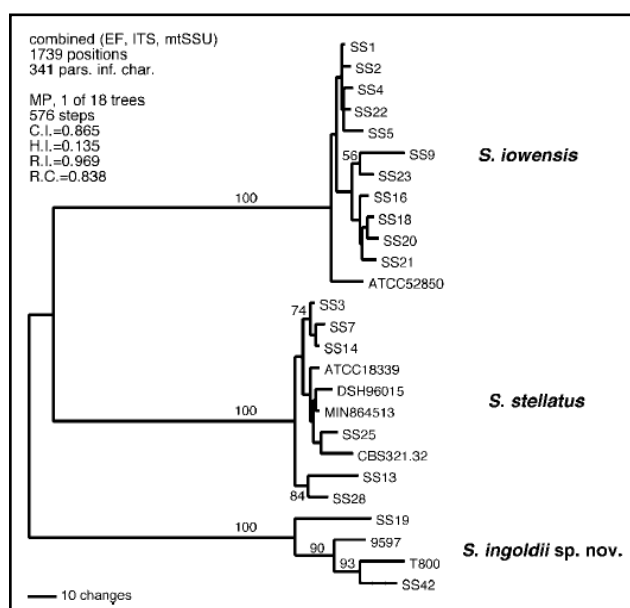
založené na kombinované analýze genů pro elongační faktor 1- α (EF 1- α), vnitřní přepisovaný mezerník (ITS rDNA), mitochondriální malou podjednotku rDNA (mtSSU, viz Obr. 1). Nicméně pro své morfologické zvláštnosti a zajímavou ekologii byl rod *Sphaerobolus* cílem zájmu mnoha mykologů, a tak se dochovala řada dalších platně popsáných druhů (*S. corii* Schwein., *S. crustaceus* Schwein., *S. epigaeus* Berk. Curtis, *S. minimus* Sacc., *S. minutissimus* Schwein.,

S. rubidus Berk. Broome a *S. sparsus* Schwein.). Podle studie Geml et al. (2005) nelze jejich původ dohledat v literatuře a zpochybňují jejich platnost. Popisy

některých z těchto druhů ovšem

dohledatelné jsou (např. Schweinitz 1834). Revize herbářových položek a kultur těchto druhů by ovšem mohla do problému vnést více světla.

V Kirk et al. (2008), z něhož v této práci částečně vycházím, dochází k určitému rozporu. Do rodu *Sphaerobolus* jsou zde řazeny dva druhy (zřejmě tedy *S. stellatus* a *S. ingoldii*). *Sphaerobolus iowensis* je pravděpodobně uveden v rodu *Nidulariopsis* Greis (dle počtu uznávaných druhů), který je



Obr. 1: Fylogenetický strom rodu *Sphaerobolus* založený na kombinované analýze genů pro EF 1- α , ITS rDNA, mtSSU (převzato z Geml et al. 2005).

v Kirk et al. (2008) také řazen do čeledi *Geastraceae*, ale v konečném souhrnu rodů patřících do této čeledi chybí.

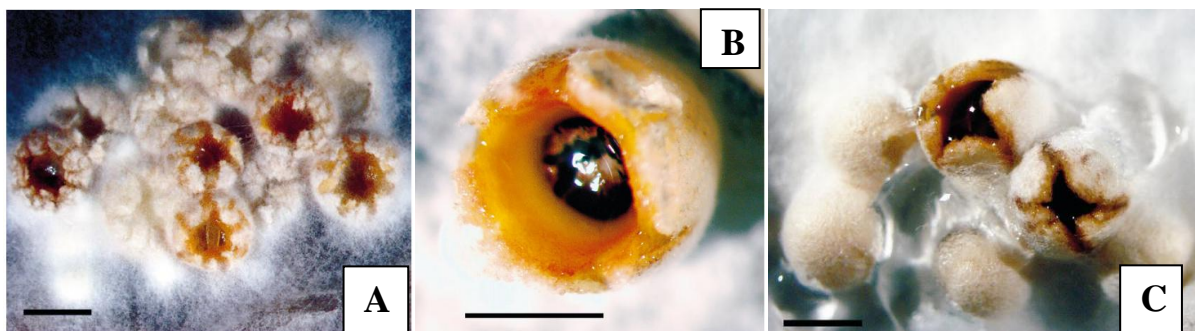
Příslušnost rodu *Sphaerobolus* k čeledi *Geastraceae* se zdá být zpochybněna na základě rozsáhlé molekulárně fylogenetické analýzy (Hosaka et al. 2006). V této studii byl rod *Sphaerobolus* řazen do zvláštní čeledi *Sphaerobolaceae*, která tvoří větev sesterskou všem ostatním zástupcům řádu Geastrales.

Morfologie (podle Bottomley 1948 a Geml et al. 2005)

Plodnice jsou světle žluté až oranžové, polokulovité, pouze několik mm velké. V peridii je uzavřena peridiola. To jest kulovitý, kompaktní útvar, který je aktivně uvolňován a slouží tak k rozmnožování a šíření. Těmito znaky se v rámci čeledi značně odlišují.

Peridie je čtyřvrstevná. Od vnějšku je to vrstva gelovitá, vrstva pseudoparenchymatická, vrstva vláknitá a nakonec palisádová vrstva. Ve zralosti peridie hvězdovitě praská a odhaluje se tak **peridiola**. Poté dochází k absorpci vody plodnicí a v okamžiku, kdy tlak vody dosáhne kritické hodnoty peridiola je vymrštnuta ven. Odmrštění peridioly se účastní zejména dvě vnitřní vrstvy peridie, vláknitá a palisádová, které se poté nafouknou a vytvoří velký průhledný váček přesahující přes okraj plodnice. Peridiola obsahuje kromě pohlavně vzniklých jednojaderných **bazidiospor** také spory nepohlavní, **gemy**, kapkovitého tvaru o dvou či více jádrech. Dále jsou v glebě nápadné velké kulovité cystidy.

Mezi třemi aktuálně uznávanými druhy (*S. stellatus*, *S. iowensis* a *S. ingoldii*) najdeme, kromě toho, že tvoří samostatné fylogenetické linie, i morfologické rozdíly (viz Obr. 2). Hlavním znakem pro odlišení druhů *S. stellatus* a *S. iowensis* je vznik charakteristických dutin a komůrek uvnitř peridioly během její ontogeneze. Tyto jsou typické právě pro *S. iowensis* a u *S. stellatus* se nevyskytují. V úplné zralosti, kdy dochází k rozpadu sterilních elementů v peridiole, patrnost komůrek pomíjí, a proto jsou při determinaci stěžejní mladé nezralé plodnice. *Sphaerobolus ingoldii* se od obou druhů liší menšími plodnicemi, mírně většími bazidiosporami, absencí gem a odlišnými vlastnostmi růstu při kultivaci v umělém médiu, a to zejména tvorbou myceliálních provazců.



Obr. 2: Druhy rodu *Sphaerobolus* v kultuře (měřítko 1 mm); (A) *S. ingoldii*, (B) *S. iowensis*, (C) *S. stellatus* (převzato z Geml et al. 2005).

Ekologie a rozšíření (podle Geml et al. 2005)

Sphaerobolus je rodem s kosmopolitním rozšířením, nicméně chybí v pouštních a polárních oblastech. Z České republiky je dokladován pouze *S. stellatus* (viz Obr. 3), který je zde ale hojným druhem (Holec et al. 2012).

Z ekologického hlediska jsou zástupci rodu *Sphaerobolus* velmi zajímaví, protože vyvinuli dimorfní strategii z hlediska volby substrátu, což souvisí i s některými morfologickými a ekofyziologickými adaptacemi. Prvním a současně častějším místem výskytu je odumřelé dřevo a případně bylinné zbytky, kde způsobuje bílou hnilobu. Na tyto substráty dochází k šíření pouze prostřednictvím gem. Druhým a tentokrát vzácným substrátem je trus býložravců. K osídlování trusu slouží bazidiospory, které jsou ke klíčení



Obr. 3: *Sphaerobolus stellatus*, otevřená plodnice s ještě nevystřelenou peridiolou, foto: Ivan Mraček.

stimulovány vysokou teplotou a přítomností proteolytických enzymů, čehož se jim bohatě dostává v trávicím traktu býložravců. K tomu, aby byly bazidiospory pozřeny při pastvě, slouží právě ono aktivní odstřelování peridioly. Tak se nejspíše, i díky přilnavému povrchu, přichytí na vegetaci a může být spasena. Výrazně vyšší frekvence nálezů na dřevě či jiných rostlinných zbytcích je přirozeně dána výrazně větším objemem a perzistencí tohoto substrátu oproti trusu býložravců. Strategie aktivního odmršťování spor se, jako adaptace k růstu na trusu, analogicky objevila i u jiných, nepříbuzných, skupin hub, například *Ascobolus* Pers. (*Pezizales*, *Ascomycota*), *Pilobolus* Tode (*Mucorales*, *Mucoromycotina*).

Tato charakteristika platí beze zbytku pro druhy *S. stellatus* a *S. iowensis*. Ovšem u nedávno popsaného druhu *S. ingoldii* nebyly nalezeny nepohlavní spory, gemy, ale pouze bazidiospory. Přesto však většina nálezů pochází ze dřeva. Tento rozpor zatím nebyl uspokojivě objasněn. Problém může být v tom, že při laboratorní kultivaci nebylo dosaženo těch správných podmínek, aby došlo k produkci gem, ačkoli u zbylých dvou druhů byly gemy v umělých podmínkách přítomny.

2.4. *Geastrum* Pers.

Neues Mag. Bot. 1: 85 (1794)

= *Anthropomorphus* Seger, (1745)

= *Astrocitum* Raf., *Med. Repos.*, ser. 2 3: 423 (1806)

= *Astrycum* Raf., *J. Bot. (Desvaux)* 2: 175 (1809)

- = *Coilomyces* Berk. & M.A. Curtis, *J. Acad. nat. Sci. Philad., N.S.* 2(6): 279 (1854) [1853]
- = *Geaster* P. Micheli, *Nova plantarum genera (Florentiae)*: 220, tab. 100 (1729)
- = *Geasteropsis* Hollós, *Növényt. Közlem.* 2: 72 (1903)
- = *Glycydiderma* Paulet, (1808)
- = *Plecostoma* Desv., *J. Bot. (Desvaux)* 2: 99 (1809)
- = *Trichaster* Czern., *Bull. Soc. Imp. nat. Moscou* 18(2, III): 149 (1845)

Rod *Geastrum* je v rámci čeledi *Geastraceae* zcela jistě nejznámější, největší co do počtu popsáných druhů i nejlépe prostudovaný co se týče systematiky, ekologie a rozšíření. Je nejen typovým rodem čeledi, ale můžeme ho považovat i za rod vlajkový. Když je zmiňována typická morfologie čeledi *Geastraceae*, je v podstatě uvažován rod *Geastrum*, od něhož se ostatní rody v různých znacích více či méně odchylují.

Poprvé tento rod pojmenoval Micheli (1729) jako *Geaster*, tento název je ale hodnocen jako neplatný, protože je v rozporu s nomenklatorickými pravidly. Dnes se tedy používá jméno rodu *Geastrum*, které použil Persoon (1794, cit. dle Zamora et al. 2014a) a zahrnul pod něj tři druhy, *G. rufescens* Pers., *G. quadrifidum* DC. ex Pers. a *G. multifidum* Pers. (dnes *G. fornicatum* (Huds.) Hook.). O popularitě rodu *Geastrum* svědčí početný zástup mykologů, kteří se jím zabývali a v literatuře tak lze najít několik set jmen v tomto rodě. Většina z těchto pojmenování jsou ovšem synonymní a dnes je uznáváno zhruba 50 druhů v rodě *Geastrum* (Kirk et al. 2008). Toto číslo poměrně rychle narůstá. Ač bychom pravděpodobně očekávali, že popis diverzity rodu s tak nápadnými plodnicemi bude již uzavřenou kapitolou, nové druhy jsou každoročně popisovány (například Baseia & Calonge 2006, Hemmes & Desjardin 2011, Zamora et al. 2014b). Hlavní zdrojem nových přírůstků tvoří druhy tropů, které jsou po temperátní zóně druhým těžištěm výskytu zástupců rodu *Geastrum* a jejich průzkum je oproti mírnému pásu teprve na začátku. Odhad skutečné diverzity rodu se tak pohybuje kolem 100-120 druhů (Zamora et al. 2014a).

Při snaze o uspořádání početného rodu *Geastrum* došlo k rozvoji vnitrorodové taxonomie, rozdělování druhů do jednotlivých sekcí a subsekcí. Zpočátku se tak dělo pouze na základě morfologie a ekologie, například Staněk (1958, cit. dle Sunhede 1989) rozdělil rod podle toho, zda mycelium obaluje celou uzavřenou plodnici (sekce *Perimyceliata*) nebo je jenom na její bázi (sekce *Basimyceliata*). Sunhede (1989) nepovažoval za šťastnou tuto definici a upravil ji jako vlastnost myceliální vrstvy inkorporovat do sebe kousky opadu (v orig. *encrusting debris*) pro sekci *Perimyceliata*, sekce *Basimyceliata* tuto vlastnost nemá. Staněk (1958, cit. dle Sunhede 1989) dále rozdělil obě tyto sekce na dvě subsekce podle tvaru peristomu. *Laevistomata* (peristom vláknitý) a *Plicostomata* (peristom nařasený) v sekci *Basimyceliata*; *Sulcostomata* (peristom nařasený) a *Glabrostomata* (peristom vláknitý) v sekci *Perimyceliata*.

Dnešní vnitrorodová taxonomie je založena zejména na fylogenetických vztazích mezi jednotlivými druhy. Zamora et al. (2014a) rozeznává celkem 14 sekcí: *Corollina* J. C. Zamora (tři

subsekce), *Myceliostroma* (Henn.) P. Ponce de León (dvě subsekce), *Exareolata* De Toni, *Schmidelia* J. C. Zamora, *Elegantia* J. C. Zamora, *Campestris* J. C. Zamora, *Pseudolimbata* J. C. Zamora, *Papillata* De Toni, *Hariotia* J. C. Zamora, *Trichaster* (Czern.) P. Ponce de León, *Hieronymia* J. C. Zamora, *Geastrum* Pers. (čtyři subsekce), *Fornicata* De Toni a *Fimbriata* De Toni.

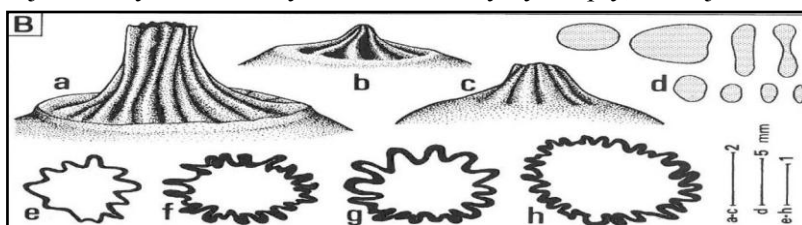
Morfologie (podle Sunhede 1989)

Mladé plodnice jsou přisedlé nebo s krátkou třeňovitou částí, před otevřením jsou tvaru kulovitého, cibulovitého, lahvicovitého, obvejčitého či hruškovitého. Plodnice někdy vyrůstají z myceliální plsti, subikula. U rodu *Geastrum* došlo k největší diferenciaci obalů plodnice. **Peridie** se skládá z exoperidie, endoperidie a často je přítomná i mesoperidie.

Exoperidie se obvykle skládá z 3-4 vrstev. Ve zralosti na vrcholu plodnice praská, jednotlivé cípy se odchlípují, odhalují tak endoperidiální část plodnice a vzniká typický hvězdovitý tvar. Někdy se mohou cípy stáčet dolů, čímž vyzvedávají plodnici více nad povrch. Cípů je obvykle 3-15 a někdy mohou být hygroskopické, čili mají schopnost za sucha stáčet se zpátky a krýt tak endoperidii.

Endoperidie vytváří kulovitý či ploše kulovitý útvar, tělo endoperidie (v angl. *endoperidial body*), uzavírající glebu, fertilní část plodnice. K exoperidii je tělo endoperidie těsně přisedlé nebo připojené různě dlouhou stopkou. Endoperidie je velmi odolná, neporušená bývá i u starých sběrů. Na vrcholu endoperidie se diferencuje otvor pro uvolňování zralých bazidiospor. Může jít o jednoduchý otvor, ale často bývá ohraničen nápadným ústím, peristomem. **Peristom** je často používaným morfologickým znakem pro odlišení jednotlivých druhů. Bývá do různé míry vystouplý, často je

našasen mnoha záhyby, přechod v endoperidii může být plynulý nebo jasně ohraničený (viz Obr. 5). Uvnitř těla endoperidie také často bývá přítomen střední sloupek, **kolumela**, která je



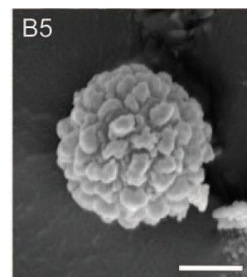
Obr. 5: *Geastrum schmidelii*, (a-c) detail peristomu, (d) příčný řez stopkou, (e-h) příčný řez peristomem (převzato ze Sunhede 1989)

vlastně pokračováním stopky připojující endoperidii k exoperidii.

Kapilicium, vlášení uvnitř těla endoperidie, představují obvykle nevětvené, silnostěnné hyfy bez přezek, které vyrůstají z vnitřní strany endoperidie směrem do středu. **Basidie** jsou opatřeny nejčastěji 4-8 sterigmaty a na bázi přezkou. **Bazidiospory** (viz Obr. 4) jsou

jednostěnné, ve zralosti kulovité a s víceméně nápadnou povrchovou ornamentací z bradavčitých hrbolků, sloupovitých výběžků a někdy i z celých hřebenů směřujících radiálně směrem ke klíčnímu póru.

Podrobnější obecná morfologická charakteristika není možná a snad ani praktická pro značnou velikost a diverzitu rodu *Geastrum*. Dále se tedy omezím jen na



Obr. 4: *Geastrum schmidelii*, bazidiospora v SEM (převzato ze Zamora et al. 2014).

příklady druhů s morfologickými zvláštnostmi nebo přímo výjimkami od popisu uvedeného v předchozích odstavcích.

Asi nejvýraznější odchylku od obecného popisu rodu *Geastrum* lze spatřit u druhu *Geastrum melanocephalum* (Czern.) V. J. Staněk, který tvoří navíc i jedny z největších plodnic v rámci rodu. Endoperidie *Geastrum melanocephalum* se při otevírání plodnice neodděluje od exoperidie, nýbrž k ní zůstává připojena a gleba, jinak uzavřena v endoperidii, je exponována vně. Část gleby vytváří ve středu plodnice typickou kouli a druhá část je přichycena k endoperidii, takže otevřená plodnice je při pohledu shora celá pokrytá glebou (viz Obr. 6). Právě pro tuto nápadnou odlišnost byl tento druh dlouho řazen do zvláštního rodu *Trichaster* Czern., jehož byl jediným zástupcem. Definitivní potvrzení o správnosti zařazení do rodu *Geastrum* přišlo teprve nedávno za přispění molekulární fylogenetiky (Kasuya et al. 2012).

Další zajímavou morfologickou zvláštností u některých druhů je „hnízdečko“, útvar pod samotnou plodnicí z mycelia a kousků substrátu, k němuž jsou špičkou připojeny jednotlivé cípy. Vyzvednutí plodnice nad povrch je tak ještě výraznější. Z druhů vyskytujících se v České republice můžeme tento jev najít u *Geastrum quadrifidum* a *Geastrum fornicatum*.

Nápadné jsou i druhy s výraznou stopkou spojující tělo endoperidie s exoperidií. Jde například o *Geastrum pectinatum* Pers. (s příznačným českým názvem hvězdovka dlouhokrká) nebo *Geastrum striatum* DC., kde navíc endoperidie vytváří charakteristický límeček, který částečně obaluje stopku.

Dalším charakteristickým znakem užitečným pro determinaci je rozpraskávání vnitřních vrstev exoperidie, když je už plodnice otevřená. Nejvýrazněji toto můžeme pozorovat u *Geastrum triplex* Jungh., druhu hvězdovky tvořícího jedny z největších plodnic v rámci rodu. Vnitřní vrstva exoperidie pravidelně praská po celém obvodu plodnice zhruba v nejširším místě jednotlivých cípů. Část této vrstvy blíže tělu endoperidie se stáčí směrem nahoru a vytváří se tak charakteristická „miska“, uprostřed níž endoperidiální část plodnice. Jiný typ praskání exoperidie najdeme u druhu *Geastrum rufescens*, kde se na její vnitřní straně objevují náhodně rozmístěné, úzké praskliny.



Obr. 6: *Geastrum melanocephalum*, neotevřená a otevírající se plodnice, foto: Petr Zehnálek.

Ekologie a rozšíření (podle Sunhede 1989, Holec et al. 2012)

Rod *Geastrum* je kosmopolitní, byl zaznamenán na všech kontinentech vyjma Antarktidy. Těžištěm výskytu jsou temperátní pás, odkud pochází většina prozatím popsáných druhů, a také

tropický pás, kde se pravděpodobně ukrývá velká, dosud nepopsaná diverzita rodu *Geastrum*.

Zástupci rodu *Geastrum* jsou saprotrofové v půdě a opadu, druh *Geastrum triplex* můžeme výjimečně najít i na silně ztrouchnivělém dřevě listnáčů. Plodnice jsou velmi odolné vůči rozkladu a na lokalitě dlouho přetrvávají, můžeme je tak nacházet v průběhu celého roku. Další obecné biotopové nároky lze jen těžko charakterizovat pro takto početný a rozmanitý rod. Ovšem u dobře popsané evropské diverzity rodu *Geastrum* lze vytušit několik strategií ve volbě habitatu, které se jen málo prolínají. Proto je pro větší přehlednost rozdělím do tří skupin podle typického biotopu.

Možná nejzajímavější z těchto skupin tvoří druhy rostoucí v teplejších oblastech na suchých lokalitách stepního charakteru, jižně orientovaných svazích, pastvinách i na skalních výchozech s nízkou bylinnou nebo křovinnou vegetací, řidčeji v řídkých, vyhřátých lesích. K fruktifikaci obvykle dochází až po intenzivnějších deštích a plodnice, které jsou často hygroskopické, pak dlouho vytrvávají na lokalitě. Lze sem zařadit například *Geastrum schmidelii* Vittad., *Geastrum pouzarii* V. J. Staněk, *Geastrum campestre* Morgan, *Geastrum corollinum* (Batsch) Hollós, *Geastrum floriforme* Vittad., *Geastrum minimum* Schwein. Tyto druhy mohou nést jistý bioindikační význam právě pro stepní lokality, které jsou například v České republice dosti vzácným biotopem.

Další skupinou jsou druhy vyhledávající stinné, vlhčí a živinami bohaté biotopy, často antropogenního charakteru čili nejde o typické lesní druhy. Mohou to být staré stinné zahrady, parky, dusíkem dotované sekundární porosty, kde často dominují dřeviny jako *Sambucus nigra* L., *Fraxinus excelsior* L., *Robinia pseudoacacia* L. a v podrostu převládá *Urtica dioica* L. a další nitrofilní byliny. Pro tyto lokality jsou typické například *Geastrum triplex*, *Geastrum melanocephalum*, *Geastrum fornicatum*, *Geastrum coronatum* Pers.

V poslední pomyslné skupině jde o druhy typické pro les, listnatý, smíšený i jehličnatý. Několik druhů můžeme běžně nalézt i v hospodářských smrkových plantážích. Vyhledávány jsou opět poněkud humóznější místa s vyšší vrstvou opadu. V jehličnatých lesích můžeme nalézt *Geastrum quadrifidum*, *Geastrum rufescens*, *Geastrum fimbriatum* Fr. či *Geastrum pectinatum*. Pro listnaté lesy jsou typičtější *Geastrum striatum*, *Geastrum triplex*, *Geastrum berkeleyi* Masee. Mezi předchozími dvěma skupinami druhů může docházet k jistému prolínání (např. *Geastrum triplex* nebo *Geastrum striatum*), ale přesto stojí za to zmínit je zvlášť.

V České republice je řada zástupců rodu *Geastrum* vedena pod různým stupněm ohrožení. Většinu tvoří druhy z první zmíněné ekologické skupiny typické pro stepní biotopy (Holec & Beran 2006).

2.5. *Myriostoma* Desv.

J. Bot. (Desvaux) 2: 103 (1809)

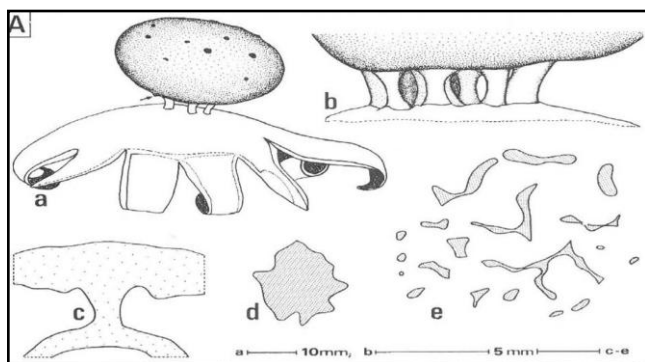
= *Bovistoides* Lloyd, *Mycol. Writ. 6(Letter 60): 883 (1919)*

= *Polystoma* Gray, *Nat. Arr. Brit. Pl. (London) 1: 586 (1821)*

Rod *Myriostoma* je monotypický a je tvořen druhem *Myriostoma coliforme* (Dicks.)Corda. Jde o velmi dobře známý druh s nezaměnitelnou morfologií, zejména díky zmnožení počtu otvorů v endoperidii a počtu stopek připojujících tělo endoperidie k exoperidii. V literatuře se objevuje poměrně často už od konce 18. století a synonymních názvů je tedy hned několik. Poprvé (dříve než pro něj byl vytvořen vlastní rod *Myriostoma*) tento druh pojmenoval Withering (1776) jako *Lycoperdon coliforme* With., nicméně jeho pojmenování nebylo v souladu s nomenklatorickými pravidly. Zřejmě kvůli hvězdovitě praskající exoperidii, morfologickém znaku typickém zejména pro rod *Geastrum*, se rod *Myriostoma* nevyhnul zařazení právě mezi hvězdovky jako *Geastrum coliforme* (Dicks.) Pers. (1801). Nápadné morfologické odlišnosti od *Geastrum*, ale nakonec logicky vedly k ustavení samostatného rodu *Myriostoma*. Desvaux (1809, cit. dle Sunhede 1989) si ale zřejmě nebyl vědom existence druhu *Geastrum coliforme*, neboť vytvořil název *Myriostoma anglicum* Desv. Vzhledem k nomenklatorickému pravidlu priority pak ale byl Cordou (1842) správně použit nejstarší epiteton „*coliforme*“. Moderní fylogenetické studie potvrdily rod *Myriostoma* jako samostatný, sesterský k rodu *Geastrum* (např. Hosaka et al. 2006, Jeppson et al. 2013).

Morfologie (podle Sunhede 1989)

Zralé plodnice dosahují šířky až 150 mm. Mají klenutý charakter díky exoperidii, která má tendenci se stáčet směrem dolů a vyzvedává tak plodnici výše nad povrch. Exoperidie rozpraskává ve velmi variabilní počet nestejných cípů a vzniká zde tak opět typický hvězdovitý tvar (viz Obr. 7). Endoperidie uzavírající glebu s více otvory pro uvolňování spor je k exoperidii připojena různým počtem stopek, které vzácně splývají v jednu. Neotevřené mladé plodnice jsou epigeické, kulovité či ploše kulovité, na bázi s myceliálními provazci. Povrch je okrový či hnědavý, víceméně šupinatý.



Obr. 7: *Myriostoma coliforme*, (a) typická zralá plodnice, (b) detail stopek, (c) svislý řez stopkou, (d,e) příčný řez stopkami (převzato ze Sunhede 1989).

U **exoperidie** rozlišujeme tři vrstvy. **Pseudoparenchymatická vrstva** je v čerstvém stavu až 5 mm tlustá, bělavá, béžová až hnědá, někdy s červeným nádechem. Za sucha jsou odstíny tmavší. Na cípech se mohou někdy objevovat malé útržky endoperidie s glebou, které korespondují s místy, kde se vytvořila jednotlivá ústí endoperidie. Skládá se z tenkostěnných hyf měchýřkovitého tvaru a rozmanité velikosti. **Vláknitá vrstva** je kožovitá, v odstínech od šedobílé po šedohnědou, v oblasti středu exoperidie poněkud silnější. Její hyfy jsou tlustostěnné, někdy tvořící až 32 µm široké smyčky. **Myceliální vrstva** je okrová či béžová, na povrchu obvykle šupinatá, někdy s radiálními prasklinami. Ač snadno oddělitelná od vláknité vrstvy na plodnicích přetrvává velmi dlouho, až u starších herbářových položek můžeme pozorovat částečné odlupování. Skládá se z tenkostěnných hyf většinou opatřených přezkami.

Endoperidiální část plodnice uzavírající glebu je (podobně jako u rodu *Geastrum*) kulovitá, ploše kulovitá až elipsoidní. Typickým znakem, kterým se *Myriostoma* odlišuje od podobných rodů, je zmnožení počtu stopek připojujících tělo endoperidie k exoperidii a počtu ústí, kterými jsou uvolňovány výtrusy. Počet **stopek** se uvádí v rozmezí 1-19 (Sunhede 1989) či dokonce 5-30 (Hollós 1904). Jednotlivé stopky mohou být jednoduché nebo větvené, na průřezu okrouhlé či zploštělé. **Ústí** endoperidie široká až 3 mm jsou po jejím povrchu rozmístěna nepravidelně a opět je jich počet velmi variabilní, např. 1-68 (Sunhede 1989) či 7-15 (Bottomley 1948). Samotná **endoperidie** je hnědošedá a stříbřitě lesklá (výrazné zejména u otevřených plodnic s nezralou glebou). Povrch je zřídka hladký, obvykle obsahuje různé výstupky či hřebeny, u přezimujících exemplářů povrchová struktura postupně mizí. Tloušťka je směrem k bázi výrazně větší. Hyfy endoperidie jsou většinou tlustostěnné. Méně se vyskytující tenkostěnné hyfy mají měchýřkovitý tvar a připomínají hyfy pseudoparenchymatické vrstvy exoperidie v menším provedení. **Střední sloupek** (kolumela) proniká menší či větší částí z báze těla endoperidie do gleby. Kolumel může být opět různý počet, jsou zbarvené v odstínech hnědé a šedé. Mohou být jednoduché nebo větvené, často různě zprohýbané a vzájemně propletené, na bázi jsou širší a tužší, na příčném řezu spíše zploštělé. Skládají se z tlustostěnných i tenkostěnných hyf, obvykle opatřených přezkami.

Basidie jsou velikostně velmi variabilní. Nezralé mají měchýřkovitý či palicovitý tvar, zralé spíše lahvicovitý nebo baňkovitý. **Sterigmat** je nejčastěji 6-8, vzácně méně. Tenkostěnné hyfy nesoucí basidie jsou hustě větvené a opatřené přezkami. **Basidiospory** jsou tmavě hnědé, často s tukovou kapénkou a ve zralosti s nápadnou ornamentací. Ornamentika, nejlépe patrná ve skenovacím elektronovém mikroskopu, zahrnuje až 1 µm vysoké hrbolky a jednoduché či větvené hřebeny, které spolu často mohou splývat. Mladé spory jsou široce obvejčité či elipsoidní, časem kulovité s postupně vznikající ornamentací. **Kapilicium**, sterilní hyfy v rámci gleby, se skládá z tlustostěnných hyf, obvykle nevětvených a zužujících se směrem ke konci.

Ekologie a rozšíření

Myriostoma coliforme je kosmopolitně rozšířeným druhem. Byla zaznamenána na všech kontinentech vyjma Austrálie a Antarktidy. Těžištěm výskytu je mírný pás a subtropy. O velmi rozsáhlém areálu a zřejmě i relativně široké ekologické amplitudě svědčí právě výskyt na širokém latitudinálním gradientu; od jižní Skandinávie – po například Havajské souostroví (Hemmes & Desjardin 2011). Srovnatelný je i výskyt podél altitudinálního gradientu; *M. coliforme* je známá od Panonie v Maďarsku – po Himaláje (Chandra Valley, Pákistán, Ahmad 1950). Přes své rozšíření není druhem hojným, zřejmě kvůli specifickým ekologickým nárokům, prakticky v celé Evropě je veden pod různými stupni ohrožení. V České republice *M. coliforme* nese status kriticky ohroženého druhu (CR = *critically endangered*, Holec & Beran 2006). Nejhojnější v Evropě je asi ve stepích maďarské Panonie.

Stejně jako ostatní zástupci čeledi *Geastraceae* je *Myriostoma coliforme* saprotrófní. Biotopové nároky jsou velmi charakteristické a v kontextu hub, jak je na ně obecně nahlíženo, poměrně netypické. *Myriostoma coliforme* primárně roste na sušších travnatých lokalitách stepního charakteru, pastvinách, skalnatých stráních, písčínách, zejména v teplejších oblastech (viz Obr. 8). Zde může nést jistý bioindikační význam společně s řadou druhů rodu *Geastrum*, které vyhledávají podobné lokality (například *Geastrum pouzarii*, *Geastrum schmidelii* či *Geastrum corollinum*, viz [Geastrum Pers.](#)). Druhotný výskyt je spojen s antropogenní eutrofizací krajiny. Druh *M. coliforme* lze totiž nalézt i na rudérálních lokalitách s vyšším obsahem dusíku, typicky v různých křovinatých porostech, na vyhrátých okrajích lesů apod. Na těchto lokalitách jsou často přítomny indikátory zvýšeného obsahu dusíku v půdě jako *Urtica dioica*, *Chelidonium majus* L., *Robinia pseudoacacia* a další rudérální druhy. (Holec et al. 2012)



Obr. 8: *Myriostoma coliforme*, zralá plodnice na typické lokalitě, foto: Ladislav Špeta.

2.6. *Schenella* T. Macbr.

Mycologia 3(1): 39 (1911)

= *Pyrenogaster* Malençon & Rioussset, *Bull. trimest. Soc. mycol. Fr.* 93: 310 (1977)

Rod *Schenella* představuje druhy s hypogeickými nebo semiepigeickými plodnicemi, které ve zralosti nepraskají, jak je u ostatních zástupců čeledi *Geastraceae* typické. Tato charakteristika je v podstatě totožná se znaky rodu *Radiigera*, popisovaného v následující kapitole. Hlavním rozdílem mezi oběma rody je v uspořádání gleby, u rodu *Radiigera* je gleba uspořádána kolem paprscitých vláken (podobně jako u rodu *Geastrum*), kdežto gleba zástupců rodu *Schenella* tvoří charakteristické útvary podobné peridiolám.

Taxonomická pozice rodu *Schenella* podstoupila za zhruba 100 let jeho existence poměrně kuriózní vývoj. Rod *Schenella* popsal Macbride (1911) jako monotypický, kdy sám popsal druh *Schenella simplex* T. Macbr. podle sběru na mrtvém kmenu borovice z Yosemitekého údolí v Kalifornii v roce 1903. Macbride (1911) tento rod zařadil mezi hlenky – myxomycety (*Myxomycota*, *Amoebozoa*), ovšem s jistou dávkou nejistoty, jeho článek totiž nese název: *A New Genus of Myxomycetes?* Další autoři v průběhu dvacátého století sdíleli nejistotu v taxonomické příslušnosti rodu *Schenella* k hlenkám a zachovávali zdrženlivý přístup tím, že jej nezahrnovali do svých monografií či určovacích klíčů (např. Hagelstein 1944). Martin (1961) popsal, opět v rámci hlenek, další druh rodu, *S. microspora* Martin s menšími sporami než typový druh *Schenella simplex*. V rámci systému hlenek byl rod *Schenella* nejčastěji řazen do čeledi *Stemonitaceae* se sporokarpem typu *aethalium* nebo *pseudoaethalium*.

Malençon & Rioussset (1977, cit. dle Domínguez de Toledo & Castellano 1996) popsali z Francie nový druh a rod, *Pyrenogaster pityophilus* Malençon & Rioussset. Druh s hypogeickými nebo semiepigeickými plodnicemi a glebou uspořádanou v útvarech podobným peridiolám. Domínguez de Toledo & Castellano (1996) přesunuli na základě morfologie druh *Radiigera atrogleba* Zeller do rodu *Pyrenogaster* a Calonge (1997, cit. dle Estrada-Torres et al. 2005) přesunul druh *Radiigera romana* Quadracia popsáný roku 1996 tamtéž, opět na základě morfologie. Rod *Pyrenogaster* byl řazen do čeledi *Geastraceae* (Malençon & Rioussset 1977, Sunhede 1989), případně do zvláštní čeledi *Pyrenogastraceae* (Domínguez de Toledo & Castellano 1996).

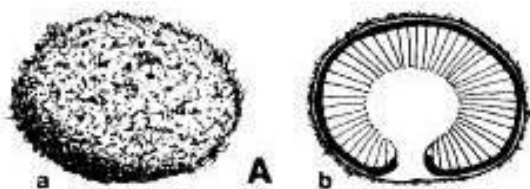
Pointu a rozuzlení přinesla až studie Estrada-Torres et al. (2005), kde autoři na základě morfologických i molekulárních znaků zjistili, že druh *Pyrenogaster atrogleba* (Zeller) Domínguez & Castellano je totožný s holotypem druhu *S. simplex*. Jméno *Pyrenogaster* se tak stalo synonymním k názvu *Schenella* a rod jako celek čítající čtyři druhy (*S. simplex*, *S. microspora*, *S. pityophila* (Malençon & Rioussset) Estrada & Lado a *S. romana* (Quadracia) Estrada & Lado) se přesunul i podle molekulárních dat blízko k rodu *Geastrum* a dnes je tedy řazen do čeledi *Geastraceae*. Fakt, že typová položku druhu *S. simplex* byla nalezena na odumřelém dřevu, je v rozporu s hypogeickými plodnicemi

zástupců rodu *Pyrenogaster*. Estrada-Torres et al. (2005) soudí, že jde o artefakt manipulace plodnicí zvěří, protože plodnice těchto hub jsou často zvěří vyhrabávány a konzumovány. O podobný případ jde pravděpodobně u druhu *S. microspora*, který byl popsán z ležícího kmene *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.

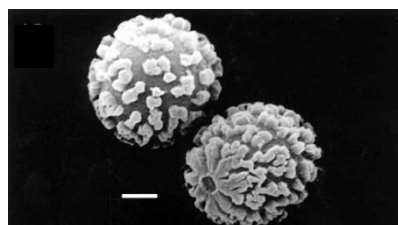
Taxonomická pozice rodu ovšem není, zdá se, definitivní. Rozsáhlejší molekulárně-fylogenetické studie (Hosaka et al. 2006, Hosaka & Castellano 2008, Jeppson et al. 2013, Zamora et al. 2014a) zpochybňují příslušnost rodu *Schenella* do čeledi *Gaeastraceae*. Pokud se tento výsledek potvrdí, bude nutné vyřadit rod *Schenella* z čeledi *Gaeastraceae*.

Morfologie (podle Domínguez de Toledo & Castellano 1996)

Plodnice hypogeické, kulovité či polokulovité, ve zralosti nepraskající, v průměru až 4 cm. **Peridie** se skládá vždy z myceliální a pseudoparenchymatické vrstvy, někdy bývá vyvinuta i vrstva vláknitá. V suchém stavu je peridie 4-5x tenčí. Žlutobílá až žlutohnědá **myceliální vrstva** je až 500 µm tlustá a skládá se z hyalinních, nepřehrádkovaných, nevětvených, složitě zakroucených hyf, které se prolínají se zbytky opadu. **Pseudoparenchymatická vrstva** silná až 4,2 µm se skládá ze dvou dalších vrstev bez jasné hranice mezi nimi. Vnější tenká vrstva je z tenkostěnných hyf s přezkami. Vnitřní tlustá část pseudoparenchymatické vrstvy je složena z velkých zkrácených buněk a je odpovědná za pevnost pseudoparenchymatické vrstvy. **Endoperidie** chybí. **Sterilní báze** přechází v kulovitou či polokulovitou **kolumelu**, ze které vyrůstají elementy, na kterých se posléze vyvíjejí různě velké peridioly. **Peridioly** jsou radiálně uspořádané kolem celé kolumely a mají kuželovitý tvar, rozšiřující se od kolumely k peridii (viz Obr. 9). Jsou pokryté někdy více, někdy méně nápadným pigmentovaným obalem. **Gleba** v peridiolách je zprvu bílá měkká a dužnatá, posléze tmavne do žlutohněda, tmavě hněda či černa a získává práškovitou konzistenci. **Bazidie** jsou trubkovité či nitkovité a nesou 4-8 bazidiospor. **Bazidiospory** jsou pigmentované, elipsoidní až kulovité, bradavčité a někdy zašpičatělé (viz Obr. 10).



Obr. 9: *Schenella simplex*, (a) vnější pohled s nápadnou myceliální vrstvou, (b) řez plodnicí s paprskovitě uspořádanými peridiolami kolem kolumely (převzato z Domínguez de Toledo & Castellano 1996).



Obr. 10: *Schenella simplex*, bazidiospory s nápadnou ornamentací, měřítko 1 µm (převzato z Estrada-Torres et al. 2005).

Ekologie a rozšíření (podle Estrada-Torres et al. 2005)

Rod *Schenella* je saprotrofní a jeho zástupci se vyskytují nejčastěji v jehličnatých lesích širokého spektra druhů (*Abies* Miller, *Cupressus* L., *Picea* A. Dietr., *Pinus* L., *Pseudotsuga* Carrière, *Thuja* L., *Tsuga* Carrière), spíše výjimku tvoří nález pod *Fraxinus excelsior* L. Zajímavé je, že mnoho nálezů plodnic bylo učiněno na konci suchého období, to svědčí o charakteristické fenologii, ale bližší informace o tomto fenoménu zatím nejsou k dispozici.

Zatím známé geografické rozšíření zahrnuje Severní Ameriku včetně Mexika a Evropu. Pravděpodobně se ale bude povědomost o rozšíření zástupců rodu *Schenella* zpřesňovat, protože v jeho poznání jsme stále na začátku.

Rané nálezy plodnic zástupců rodu *Schenella*, které přispěli k jeho zařazení mezi hlenky, pocházejí z ležících kmenů, větví, mechu, z povrchu jehličí apod. To jsou substráty a místa typické právě pro hlenky, ale nikoli pro hypogeické houby. K celé věci logicky přispělo i mnohem snadnější nalezení takto přemístěné plodnice. Lze soudit na roli některých živočichů (divokých prasat či hlodavců), jež plodnice cíleně vyhledávají a konzumují, a tedy je přemísťují na zmíněné substráty. Zvěř je tak zřejmě hlavním faktorem disperze druhů rodu *Schenella*, jak je tomu i u řady dalších druhů (Ascomycota i Basidiomycota) s podzemními plodnicemi. Většina položek ve sbírkách tak obsahuje nekompletní, poškozené plodnice zbavené masitých částí, které okousali hlodavci.

2.7. *Geasteroides* Long

Mycologia 9(5): 271 (1917)

= *Terrostella* Long, *Mycologia* 37(5): 605 (1945)

Monotypický rod *Geasteroides* patří k málo známým a málo prostudovaným zástupcům čeledi *Geastraceae*. Morfologie je typická s hvězdovitým rozpraskáváním exoperidie při otevírání plodnice. Od ostatních podobných rodů a druhů se liší mohutnou sterilní bází v dolní polovině těla endoperidie a v křehké endoperidii, která sice neulpívá při otevírání na exoperidii, ale velmi brzy se rozpadá a odhaluje glebu.

Jméno rodu *Geasteroides* vytvořil Long (1917) pro jím nově popsany druh *Geasteroides texensis* Long. Long si při tvorbě nového jména neuvědomil, že název *Geasteroides* použil už Battarra (1755, cit. dle Sunhede 1989) pro některé druhy dnes řazené do rodu *Geastrum*. Proto druh *Geasteroides texensis* Fischer (1933, cit. dle Sunhede 1989) přesunul do rodu *Geasteropsis* Hollós (dnes *Geastrum*), který byl považován za blíže příbuzný. Ovšem Long (1945) s tím nesouhlasil a přejmenoval rod *Geasteroides* na rod *Terrostella* Long s jediným druhem *Terrostella texensis* (Long) Long. Díky změnám nomenklatorických pravidel bylo ovšem možno opět přijmout dříve publikované jméno *Geasteroides*, které platí i dnes. Sunhede (1989) ve své monografii čeledi *Geastraceae* vytvořil

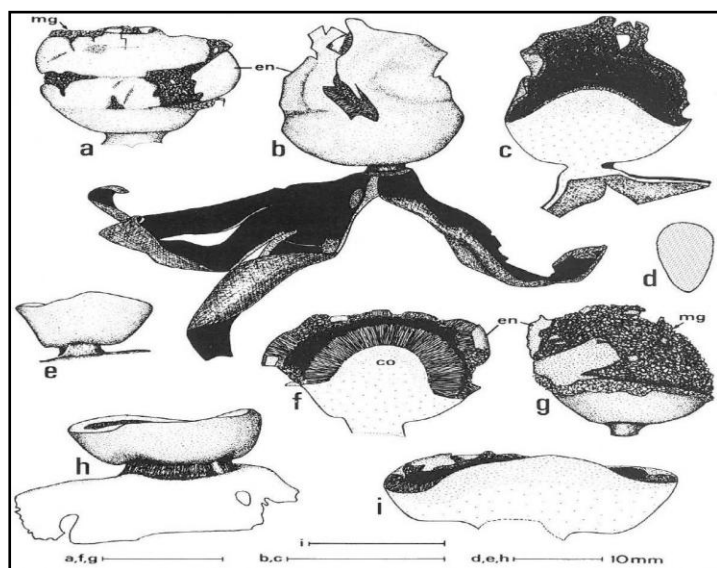
nový, velmi podrobný popis druhu *Geasteroides texensis* a doplnil nedostatky a chybějící údaje v popisech dřívějších. Po určitou dobu byl do rodu *Geasteroides* řazen další druh, *Geasteroides barbata*, když Ponce de León (1968) přesunul druh *Geastrum barbatum* popsany Dissingem & Langem (1962). Sunhede (1989) ovšem při studiu tohoto druhu zjistil výrazné morfologické odlišnosti a zařadil ho do nového, jím ustaveného rodu *Phialastrum*.

Druhu *Geasteroides texensis* zatím nebyl zahrnut v žádné molekulárně fylogenetické studii. Proto bude třeba počkat, dokud se tak nestane a příslušnost druhu *Geasteroides texensis* do čeledi *Gastraceae* bude potvrzena nebo vyvrácena.

Morfologie (podle Long 1917, Sunhede 1989)

Mladé plodnice jsou kulovité. Plodnice v otevřeném stavu mají průměr 4-10 cm. Exoperidie je třívrstevná, ve zralosti praská a vytváří hvězdovitý tvar. Cípů exoperidie bývá 7-10, jsou nestejné velikosti a zpravidla při vysychání dochází k jejich výraznému kroucení a ohýbání (viz Obr. 11).

Exoperidie je tlustá, pevná a kožovitá. Vnější povrch okrové barvy, u starých exemplářů bělavý, často s tenkou vrstvou pavučinovitého mycelia. Vnitřní povrch exoperidie je tmavě hnědý, za sucha popraskaný. **Endoperidie** je bělavá, béžová až do hněda, velmi křehká se špatně vyvinutým



Obr. 11: *Geasteroides texensis*, (a,g) tělo endoperidie stejného exempláře se zbytky křehké endoperidie (en) a zralou glebou (mg), (f) svislý řez tělem endoperidie se sterilní bází a kolumelou (co), (b) polovina svislého řezu zralou plodnicí s téměř neporušenou endoperidií, (c) část (b) ze strany řezu, (d) příčný řez stopkou, (e,h,i) exempláře pouze se sterilní bází bez již chybějících dalších částí těla endoperidie (převzato ze Sunhede 1989).

otvorem pro ovolňování spor. Ihned při otevírání plodnice nebo brzy potom se horní část endoperidie odděluje a odhaluje nápadnou sterilní bází s polokulovitou kolumelou, k níž zůstává přichycena gleba. Zralá **gleba** má tmavou, hnědofialovou barvu, u starých exemplářů dlouho přetrvávajících na lokalitě a exponovaných vnějším podmínkám většinou úplně mizí. Tělo **endoperidie** na krátké pevné stopce, která přechází v širokou sterilní bází. **Bazidie** nebyly pozorovány. **Bazidiospory** jednostěnné, kulovité, hnědé, mírně bradavčité o průměru 3-5 μm . **Kapilicium** vínové či hnědé barvy seskládající se z velmi dlouhých málo větvených vláken na konci se zužujících a přehrádkovaných v širších místech. Vlákná kapilicia se rozpadají do segmentů dlouhých až 1000 μm .

Ekologie a rozšíření

Druh *Geasteroides texensis* je dokladován poze ze tří lokalit v Texasu, USA. Long (1945) uvádí růst jednotlivě nebo v malých skupinách na bohatých písčitých půdách, kolem starých, rozkládajících se pařezů *Quercus stellata* Wangenh. v otevřených, rozvolněných lesích.

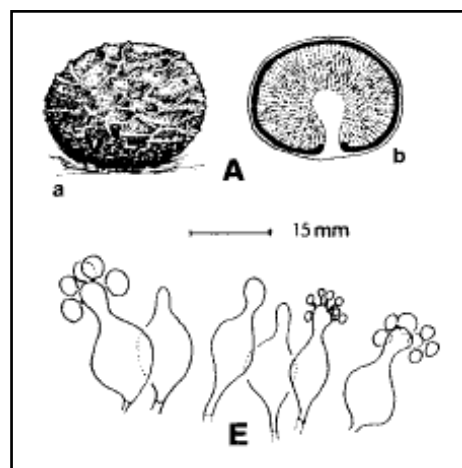
2.8. *Radiigera* Zeller

Mycologia 36(6): 628 (1944)

Radiigera je rodem zahrnující zástupce s podzemními nebo polopodzemními plodnicemi, které ale ve zralosti nepraskají pravidelným způsobem, jak je v čeledi *Geastraceae* časté, nýbrž nepravidelně. Ostatní charakteristiky jsou velmi blízké rodu *Geastrum*, od jehož mladých neotevřených plodnic se plodnice zástupců rodu *Radiigera* obtížně odlišují. Rozdíl je zejména v dobře vyvinuté endoperidii a v někdy přítomném hrbolku na vrcholu mladé plodnice u zástupců rodu *Geastrum*.

Rod *Radiigera* ustavil Zeller (1944) a umístil jej do jím nově vytvořené čeledi *Mesophelliaceae*. Do čeledi *Geastraceae* tento rod přesunuli až Askew & Miller (1977, cit. dle Domínguez de Toledo & Castellano 1996) na základě nápadných podobností s plodnicemi zástupců rodu *Geastrum* v neotevřeném stavu. Příslušnost k čeledi *Geastraceae* byla potvrzena i aktuálními molekulárně fylogenetickými studiemi (Hosaka et al. 2006). Nicméně rod *Radiigera* byl shledán jako polyfyletický, spadající na několika místech dovnitř rodu *Geastrum* včetně typového druhu *R. fuscogleba* Zeller (Jeppson et al. 2013). Je tedy pravděpodobné, že rod *Radiigera* zanikne a stane se synonymním k rodu *Geastrum*.

Budoucnost rodu je tedy nejistá, přesto stojí za samostatný rozbor pro své morfologické a ekologické zvláštnosti. Zeller (1944) do rodu zahrnul tři jím popsané druhy vyskytující se na západě USA, *R. fuscogleba* Zeller (typový druh), *R. atrogaleba* Zeller a *R. taylorii* (Lloyd) Zeller. Posléze v průběhu 2. pol. 20. stol. byla popsána řada dalších druhů po celém světě. Není zde prostor na popis celého vývoje, proto se opřu až o monografickou revizi rodu *Radiigera* Domínguez de Toledo & Castellano (1996), která poskytuje aktuální pohled na vnitrorodovou taxonomii. Rod *Radiigera* zde čítá 4 druhy, *R. bushnellii* Domínguez de Toledo & Castellano, *R. flexuosa* Domínguez de Toledo &



Obr. 12: *Radiigera fuscogleba*, (a) vnější pohled na plodnici, (b) svislý řez plodnicí. B: bazidie s bazidiosporami na sterigmatech (převzato z Domínguez de Toledo & Castellano 1996).

Castellano, *R. fuscogleba* Zeller a *R. taylorii*. Autoři zároveň zdůvodňují důvody, proč byla řada druhů z rodu *Radiigera* vyjmuta (např. *Radiigera termitariicola* Reid, viz [Phialastrum Sunhede](#))

Morfologie

Zeller (1944) zástupce rodu *Radiigera* definoval jako houby tvořící podzemní či nadzemní polokulovité plodnice s dvou až třívrstevnou **peridií**. Báze plodnice je ztlustlá a přechází v **kolumelu**, z níž radiálně vybíhají vlákna **kapilicia** (viz Obr. 12). **Gleba** je zprvu bílá, měkká a dužnatá. Ve zralosti je práškovitě konzistence, tmavě hnědá až černá. **Basidie** se čtyřmi sterigmaty jsou hruškovité až polokulovité (viz Obr. 12). Vznikají ve skupinách podél paprscitých hyf roustoucích z kolumely.

Bazidiospory jsou kulovité, bradavčité až ježaté.

Domínguez de Toledo & Castellano (1996) dále rozlišují dva podrody rodu *Radiigera*. Podrod *Taylorae*, který obsahuje pouze druh *R. taylorii* a je charakteristický malými kulovitými bazidiosporami, myceliální vrstvou peridie z tlustostěnných hyf, které jsou uspořádané svisle směrem ven a hladkým povrchem plodnice bez přichycených kousků opadu. Podrod *Radiigera* zahrnuje zbylé tři druhy (*R. fuscogleba*, *R. flexuosa* a *R. bushnellii*) s většími, kulovitými či zřídka elipsoidními bazidiosporami, s myceliální vrstvou peridie složenou z tenkostěnných hyf podélně uspořádaných. Povrch plodnice je plstnatý a obvykle pokrytý kousky opadu.

R. bushnellii od podobného druhu *R. fuscogleba* lze dobře odlišit podle menších plodnic, dále podle chybějícího nebo špatně vyvinutého kapilicia a hřebenité ornamentace bazidiospor poblíž klíčního póru. *R. flexuosa* se od ostatních zástupců rodu odlišuje složitě zvlněnými vlákny kapilicia, které nejsou ve svazcích a třívrstevnou peridií s vláknitou vrstvou nápadně se oddělující od vrstvy pseudoparenchymatické. *R. taylorii* má myceliální vrstvu složenou z tlustostěnných, svisle uspořádaných hyf a menší bazidiospory.

Ekologie a rozšíření (podle Domínguez de Toledo & Castellano 1996)

Zástupci rodu *Radiigera* jsou saprotrofové v půdě. Plodnice jsou nalézány od jara do podzimu v lesích s rozmanitým druhovým složením, zřejmě bez konkrétní vazby na určitou dřevinu.

Druhy *R. fuscogleba*, *R. taylorii* a *R. bushnellii* jsou známy pouze ze Severní Ameriky, a to z Mexika a USA. Čtvrtý druh *R. flexuosa* byl popsán ze Švédska a od ostatních se odlišuje fruktifikací plodnic ve skupinách, které vyrůstají z nápadného bílého mycelia. Rozsah výskytu z hlediska nadmořské výšky je poměrně velký u druhů *R. fuscogleba* a *R. taylorii*, 70-1640 m n. m., resp. 190-1870 m n. m. Tyto dva druhy byly také nalezeny pod velkým spektrem listnatých i jehličnatých dřevin. *R. bushnellii* je uváděna z nadm. výšky kolem 120 m n. m. U *R. flexuosa* tento údaj chybí. Zároveň jsou tyto zástupci rodu dokladováni pouze pod jedním druhem stromu, *R. flexuosa* (*Fraxinus* sp.), *R. bushnellii* (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco). Vzhledem k tomu, že byly oba tyto druhy popsány až roku 1996, bude popis jejich ekologie a výskytu úplnější až po delší době.

2.9. *Phialastrum* Sunhede

Syn. Fung. (Oslo) 1: 66 (1989)

Rod *Phialastrum* je monotypický a tvoří jej druh *Phialastrum barbatum* (Dissing & Lange) Sunhede. Autorem rodu je Sunhede (1989), který stávající druh *Geastrum barbatum* Dissing & Lange vyčlenil do samostatného rodu. Dissing & Lange (1962) při popisu *Geastrum barbatum* naznačili možný blízký vztah k rodům *Geasteropsis*, *Terrostella* (dnes *Geasteroides*) a *Trichaster* (dnes *Geastrum*), sami autoři tedy pokládali pozici druhu za nevyjasněnou. Druh byl popsán na základě typového materiálu z Republiky Kongo, kde jej sbírala a poznámkami opatřila francouzská mykoložka Goossens-Fontana. Reid (1986) popsal druh *Radiigera termitariicola* Reid podle svých sběrů z Vánočního ostrova, který se ovšem ukázal být konspecifickým s druhem *Phialastrum barbatum* (Domínguez de Toledo & Castellano 1996). Bližší údaje o ekologii či morfologické variabilitě druhu jsou omezené. Zprávy o aktuálnějších nálezích, které by přispěly k lepšímu poznání druhu, nejsou k dispozici. Jako stěžejní znak, kterým se rod *Phialastrum* odlišuje od ostatních z čeledi *Geastraceae*, Sunhede (1989) uvádí přítomnost kapiliciálních vláken složených z několika až mnoha těsně nahloučených, tenkostěnných hyf a také vlastnost vláknité vrstvy exoperidie ve zralosti se odlučovat od sterilní báze plodnice.

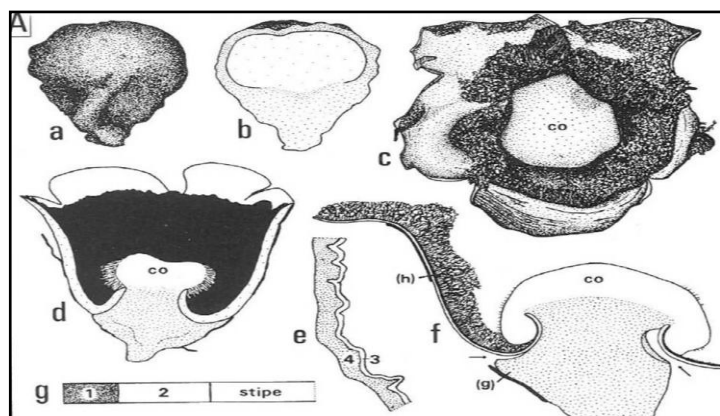
Morfologie (podle Sunhede 1989)

Tvoří střední až velké plodnice ve zralosti praskající v 5-8 nehygroskopických cípů a nabývající tak miskovitěho tvaru (viz [Obr. 13](#)). Endoperidie se při praskání neodděluje od exoperidie, ale zůstává k ní spolu s částí gleby přichycena. Veškerá gleba je tak exponována ven podobně jako u *Geastrum melanocephalum* (viz [Obr. 6](#)). Morfologická charakteristika je založena na typovém materiálu, který obsahuje několik plodnic různého stáří, ale chybí velmi mladá stádia, takže některé znaky chybí. Například popis basidií, které se velmi brzy v ontogenezi plodnice rozpadají.

U **exoperidie** lze rozlišit tři vrstvy. Vnitřní **pseudoparenchymatická vrstva** je za čerstva světle béžová, stářím červenající a nakonec červenohnědá. V suchém stavu je béžová či hnědavá. Zprvu je tato vrstva pokryta endoperidií, na níž ulpívá část gleby, ale někdy mohou být některé cípy nahé. Střední **vláknitá vrstva** je spíše tenká, tvořená tlustostěnnými hyfami. Za čerstva je mírně načervenalá, za sucha béžově hnědá a dosti vrásčitá, pokud oddělíme následující **myceliální vrstvu**. Ta je béžově zbarvená, tenká s krustou z mrtvých rozpraskaných buněk na povrchu a její hyfy jsou tenkostěnné. **Sterilní báze** (stonek) ze spíše tenkostěnných hyf s přezkami je kompaktní, na řezu světle béžová až béžově hnědá, nejprve pokrytá myceliální vrstvou, která se ve stáří odlupuje. Stonek má tvar zátky a postupně se zužuje směrem dolů, v horní části přechází ve **střední sloupek** (kolumelu). Ten se skládá z tenkostěnných, řídce větvených hyf s přezkami. Kolumela je v řezu světle béžová až hnědá, dosti velká, spíše křehká, někdy s krátkými sterilními hyfami na povrchu. Při odlupování myceliální vrstvy může dojít i k uvolnění stonku spolu s částí kolumely z báze plodnice.

Endoperidie zůstává, jak už bylo popsáno, přichycena k exoperidii, takže se nevytváří žádný samostatný endoperidiální útvar, jako je tomu například u rodů *Geastrum* nebo *Myriostoma*. V řezu otevřenou i neotevřenou plodnicí ji můžeme pozorovat jako tenkou, světle zbarvenou vrstvu mezi glebou a pseudoparenchymatickou vrstvou exoperidie. Skládá se z tenkostěnných hyf s přezkami.

Basidiospory jsou hnědé, většinou s tukovou kapénkou. Na povrchu jsou zdobené bradavčitými či sloupkovitými výrůstky až 0,5 μm vysokými, které někdy mohou srůstat v síťovitou strukturu. Klíční pór je více či méně zřetelný. **Kapilicium** se skládá z tenkostěnných, větvených hyf s přezkami, často na povrchu zrnitých. Mnohdy bývají jednotlivé hyfy kapilicia spojené do nápadných až 32 μm širokých svazků.



Obr. 14: *Phialastrum barbatum*, (a) neotevřená mladá plodnice, (b) svislý řez (a), (c,d) plně otevřená zralá plodnice s centrální kolumelou (co) a pokrytá zralou glebou, (e) řez navlhčeným cípem exoperidie s vrásčitou vláknitou vrstvou (3) připojenou k vrstvě pseudoparenchymatické (4), (f) svislý řez bazální částí plodnice s kolumelou a sterilní bází (převzato ze Sunhede 1989).

Ekologie a rozšíření (podle Sunhede 1989)

Phialastrum barbatum je dosud známo pouze Vánočního ostrova a z Republiky Kongo, odkud pochází holotyp a kde bylo nejčastěji nalezeno ve stěnách termitišť. Plodnice dlouho zůstávají zanořené a nad povrch začínají vyčnívat až před otevřením. U mladé plodnice z typového materiálu se nachází nápadně prodloužená báze v myceliální provazec, kterým zřejmě houba proniká hlouběji do termitiště. Stěny termitišť pravděpodobně nejsou jediným substrátem, plodnice byly nalezeny i na hlíněných stěnách chatrčí domorodců.

3. Závěr a výhledy diplomové práce

Čeleď *Geastraceae* je skupinou hub, o níž je dlouhodobě mezi mykology i amatéry velký zájem a mnoho z nich se jí vážně zabývalo a zabývá. Přes dlouhotrvající intenzivní výzkum však není studium této čeledi uzavřenou kapitolou. Stále se objevují nové zajímavé poznatky, jejichž hlavním zdrojem je rozvíjející se molekulární fylogenetika, stále se popisují nové druhy, a to zejména díky intenzivnějšímu výzkumu v tropických oblastech. Též o překvapení není nouze, čehož jsou důkazem četné změny v rodovém obsazení čeledi *Geastraceae*.

V diplomové práci bych se chtěl zaměřit na některé aspekty související s rodem *Geastrum*, nejdiverzifikovanějším rodem čeledi *Geastraceae*. Právě proto, že je rodem nejprostudovanějším z hlediska morfologie, vnitrorodové taxonomie, ekologie i rozšíření, je na místě pokusit se o takřikajíc nadstavbový výzkum. V úvahu připadá například zkoumání populační struktury některých běžných zástupců rodu *Geastrum*, protože řada druhů se vyskytuje po celém světě, a to i velmi vzájemně klimaticky odlišných lokalitách, příkladem může být *Geastrum striatum* dokladované ze Skandinávie i z panamské šíje. Celosvětové rozšíření některých druhů také nabádá ke zkoumání a hledání případné skryté diverzity, která je u hub poměrně častým jevem (např. Kausserund et al. 2007) a i u rodu *Geastrum* již byla prokázána u *Geastrum triplex* (Kasuya et al. 2012). Srovnání mezi evropskou a tropickou diverzitou rodu *Geastrum* by mohlo opět přinést řadu zajímavých zajištění, například u parafyletického druhu *Geastrum saccatum* Fr., který se dle Zamora et al. (2014a) rozpadá na několik fylogenetických linií.

V diplomové práci tedy zamýšlím konfrontovat evropské a tropické sběry zástupců rodu *Geastrum* s využitím svých sběrů, položek z herbářů a soukromých sbírek i sekvencí DNA z internetových databází. Díky předpokládané spolupráci s Goethe Universität (Frankfurt nad Mohanem, SRN) a především pracovní skupinou Prof. M. Piepenbring bych měl mít přístup i ke sběrům z oblasti střední Ameriky.

4. Použitá literatura

Ahmad, S. (1950). Studies in Gasteromycetes V. Sydowia **4**: 124–129.

*Askew, B. & Miller, O. K. (1977). New evidence of close relationships between *Radiigera* and *Geastrum* (Lycoperdales). Canadian Journal of Botany **55**: 2693–2700.

Baseia, I. G. & Calonge, F. D. (2006). *Geastrum hirsutum*: a new earthstar fungus with a hairy exoperidium. Mycotaxon **95**: 301–304.

*Battarra, G. A. (1755). Fungorum agri ariminensis historia. Faventiae.

Bottomley, A. M. (1948). Gasteromycetes of South Africa. Bothalia **4**: 473–810.

*Calonge, F. D. (1997). Notes on the genera *Pyrenogaster* and *Radiigera* (Gasteromycetes). Bol. Soc. Micol. Madrid **22**: 105–112.

Corda, A. C. J. (1842). Anleitung zum Studium der Mycologie, nebst kritischer Beschreibung aller Bekanten Gattungen, und einer kurzen Geschichte der Systematik. Prag.

Cunningham, C. H. (1944). The Gasteromycetes of Australia and New Zealand. Dunedin.

*Desvaux, N. A. (1809). Observations sur quelques genres à établir dans la famille des Champignons. Journal de botanique **2**: 103–105.

Dissing, H. & Lange, M. (1962). Gasteromycetes of Congo. Bulletin du Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles **32**: 325–416.

Domínguez de Toledo, L. S., Castellano, M. A. (1996). A revision of the genera *Radiigera* and *Pyrenogaster*. Mycologia **88**(5): 863–884.

Estrada-Torres, A., Gaither, T. W., Miller, D. L., Lado, C. & Keller, H. W. (2005). The myxomycete genus *Schenella*, morphological and DNA sequence evidence for synonymy with the gasteromycete genus *Pyrenogaster*. Mycologia **97**: 139–149.

*Fischer, E. (1933). Gastromycetae. In Engler Prantl and Harms Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig.

Geml, J., Davis, D. D. & Geiser, D. M. (2005). Systematics of the genus *Sphaerobolus* based on molecular and morphological data, with the description of *Sphaerobolus ingoldii* sp. nov. Mycologia **97**(3): 680–694.

Hagelstein, R. (1944). The mycetozoa of North America. Mineola. New York.

Hemmes, D. E. & Desjardin, D. E. (2011). Earthstars (*Geastrum*, *Myriostoma*) of the Hawaiian Islands Including Two New Species, *Geastrum litchiforme* and *Geastrum reticulatum*. Pacific science **65**(4): 477–496.

Holec, J. & Beran, M. (2006). Červený seznam hub (makromycetů) České republiky. Příroda **24**: 1–282.

Holec, J., Beran, M. & Bielich, A. (2012). Přehled hub střední Evropy. Academia, Praha.

Hollós, L. (1904). Die Gasteromyceten Ungarns. Oswald Weigel, Leipzig.

Hosaka, K., Bates, S. T., Beever, R. E., Castellano, M. A., Colgan III, W., Domínguez, L. S., Nouhra, E. R., Geml, J., Giachini, A. J., Kenney, S. R., Simpson, N. B., Spatafora, J. W. & Trappe, J. M. (2006). Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. Mycologia **98**(6): 949–959.

Hibbet, D. S., Pine, E. M., Langer, E., Langer, G., Donoghue, M. J. (1997). Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **94**: 12002–12006.

Jeppson, M., Nilsson, R. H. & Larsson, E. (2013). European earthstars in *Geastraceae* (Geastrales, Phallomycetidae) – a systematic approach using morphology and molecular sequence data. Systematics and Biodiversity **11**(4): 437–465.

- Kasuya, T., Hosaka, K., Uno, K. & Kakishima, M. (2012). Phylogenetic placement of *Geastrum melanocephalum* and polyphyly of *Geastrum triplex*. *Mycoscience* **53**: 411–426.
- Kauserund, H., Svegarden, I. B., Decock, C. & Hallenberg, N. (2007). Hybridization among cryptic species of the cellar fungus *Coniophora puteana* (Basidiomycota). *Molecular Ecology* **16**(2): 389–399.
- Kirk, R. M., Cannon, P. F., Minter, D. W. & Stalpers, J. A. (2008). Dictionary of the Fungi, 10th edition. CABI International, Wallingford, UK.
- Long, W. H. (1917). Notes on new or rare species of Gasteromycetes. *Mycologia* **9**(1-6): 271.
- Long, W. H. (1945). Studies in the Gasteromycetes XI. The genera *Trichaster* and *Terrostella*. *Mycologia* **37**: 601–608.
- Macbride, T. H. (1911). A New Genus of Myxomycetes? *Mycologia* **3**(1): 39–40.
- *Malencon, G. & Rioussel, L. (1977). *Pyrenogaster pithyophilus* G. Malencon & L. Rioussel, nouveau genre et nouvelle esèce de Gasteromycete (*Geastraceae*). *Bulletin de la Societé Mycologique de France* **93**: 289–311.
- Martin, G. W. (1961). The Genus *Schenella*. *Mycologia* **53**(1): 25–30.
- Micheli, P. A. (1729). *Nova plantarum genera*. Florentiae, Italy.
- *Persoon, C. H. (1794). Neues Versuch einer systematischen Einteilung der Schwämme. *Neues Mag. Bot.* **1**: 63–128.
- Schweinitz, L. D. de (1834). Synopsis in America Boreali media degentium. Transactions of the American Philosophical Society, New series **4**(2): 254.
- *Staněk, V. J. (1958). *Geastraceae*. In: Pilát, A. ed. Flora ČSR B 1. Gasteromycetes. Československá akademie věd, Praha: 392–526, 777–795.
- Sunhede, S. (1989). *Geastraceae* (Basidiomycotina). Morphology, ecology and systematics with special emphasis on the North European species. Synopsis fungorum 1. Fungiflora, Oslo.
- Tode, H. J. (1790). *Fungi Mecklenburgenses selecti* 1. Lüneburg.
- Withering, W. (1776). A botanical arrangement of all the vegetables naturally growing in Great Britain, 2. Birmingham.
- Zamora, J. C., Calonge, F. D., Hosaka, K. & Martín, M. P. (2014a). Systematics of the genus *Geastrum* (Fungi: Basidiomycota) revisited. *Taxon* **63**(3): 477–497.
- Zamora, J. C., Calonge, F. D. & Martín, M. P. (2014b). Combining morphological and phylogenetic analyses to unravel systematics in *Geastrum* sect. *Schmidelia*. *Mycologia* **106**(6): 1199–1211.
- Zeller, S. M. (1944). Representatives of the *Mesophelliaceae* in North America. *Mycologia* **36**: 627–637.